

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. VIII, n° 2, 1970.

BIOLOGIE DE *ACETES ERYTHRAEUS* (Sergestidae) DANS UNE BAIE DU N.W DE MADAGASCAR (Baie d'Ambaro)

par L. LE RESTE*

RÉSUMÉ

La biologie d'Acetes erythraeus est étudiée à partir de prélèvements d'adultes effectués dans la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar) et dans l'estuaire de la rivière Ambazoana qui s'y jette. Des prélèvements de plancton ont été réalisés dans la baie seulement et ont permis d'obtenir les stades larvaires.

Le rythme d'activité nocturne des adultes est étudié.

On observe, aussi bien dans la baie que dans l'estuaire, des variations saisonnières dans l'abondance de la population adulte. Ces variations sont liées pour une part à la dynamique de la masse d'eau, qui entraîne des fluctuations saisonnières dans l'extension de l'aire de distribution des adultes. Pour une autre part, elles semblent correspondre à un rythme biologique saisonnier.

Dans la baie, on observe une importante période de reproduction pendant la saison humide et, parfois, une autre plus fugitive en fin de saison sèche.

ABSTRACT

Acetes erythraeus biology is studied from adults collected in the Ambaro bay (north-west coast of Madagascar) and in the Ambazoana estuary which flows in it. Plankton samples were collected in the bay only and allowed to collect larvae.

In the night catch variations for adults are studied.

Adults abundance involves seasonal fluctuations both in the bay and the estuary. These fluctuations are brought about:

— partly by the dynamic of water which involves seasonal fluctuations in the adults distribution area.

— partly by a seasonal rhythm, the nature of which is probably biological.

In the bay, spawning takes place during the rainy season. Sometimes an other smaller one is recorded in the last part of the dry season.

* Océanographe biologiste, Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar).

INTRODUCTION

Acetes erythraeus est une petite crevette Sergestidae mesurant à l'état adulte 3 à 4 cm. Elle est pêchée par les Malgaches en eau peu profonde, à l'aide de filets constitués en tissus de moustiquaire ou parfois à l'aide de *lamba*. Les *tsivakihiny* (nom donné par les malgaches à cette crevette) sont ensuite séchées. Le tonnage pêché est certainement important car ainsi que le soulignent CROSNIER et FOURMANOIR (1962) « plusieurs centaines de kilos de *tsivakihiny* peuvent parfois être vues en cours de séchage dans un seul village ».

La biologie de cette espèce n'a pas encore été étudiée à Madagascar et le présent travail a pour but de combler en partie cette lacune.

1. ÉTAT DE NOS CONNAISSANCES

La biologie des *Acetes* en général et de *A. erythraeus* en particulier est peu connue.

Aux Indes, RAO (1969) a trouvé que *A. indicus*, dans la rivière Hooghly, est surtout abondant à l'entrée de l'estuaire où la salinité varie entre 4,3 et 29,7 ‰ ; il donne également quelques indications sur le cycle saisonnier d'abondance des adultes.

A Lourenço Marques (Mozambique), FREITAS (1966) signale l'importance économique de *A. erythraeus* qui entre pour une proportion de 73 % dans les prélèvements effectués à l'aide de filets traînés par les indigènes dans la zone intertidale.

A Madagascar, CROSNIER et FOURMANOIR (1962) notent la présence de *A. erythraeus* dans « les estuaires et les baies de vase des côtes nord-ouest et ouest » et soulignent son importance économique.

Contrastant avec la pauvreté de la littérature en ce qui concerne les adultes, il faut souligner l'importance du travail de MENON (1933) qui, sur la côte indienne, à partir de prélèvements effectués à l'aide d'un filet à plancton, a décrit et dessiné huit stades larvaires et postlarvaires : trois protozoés, une mysis et trois mastigopous.

2. RÉCOLTES EFFECTUÉES

Les récoltes ont été effectuées dans la Baie d'Ambaro, secteur se trouvant être l'objet d'une étude générale en cours de réalisation (ANGOT, 1965 ; CHABANNE et PLANTE, 1969 ; DANIEL,

DUPONT, JOUANNIC, 1970 ; FRONTIER, 1970). L'échantillonnage a été réalisé de manière à étudier les larves et les adultes.

2.1. Échantillonnage des adultes.

Il a été réalisé dans deux catégories de stations : stations marines et stations d'estuaire.

2.1.1. Stations marines : stations 3b et 3d (fig. 1), la première située au fond de la baie par des fonds de 5 m, la deuxième par des fonds de 25 m.

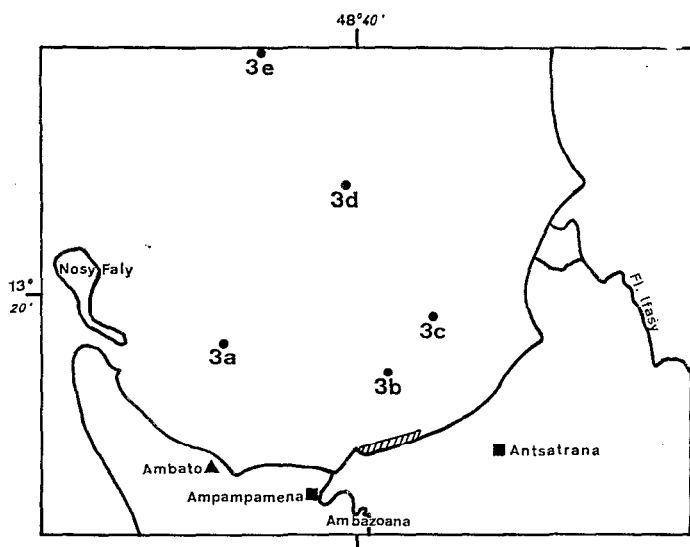


Fig. 1. — Carte des stations marines.

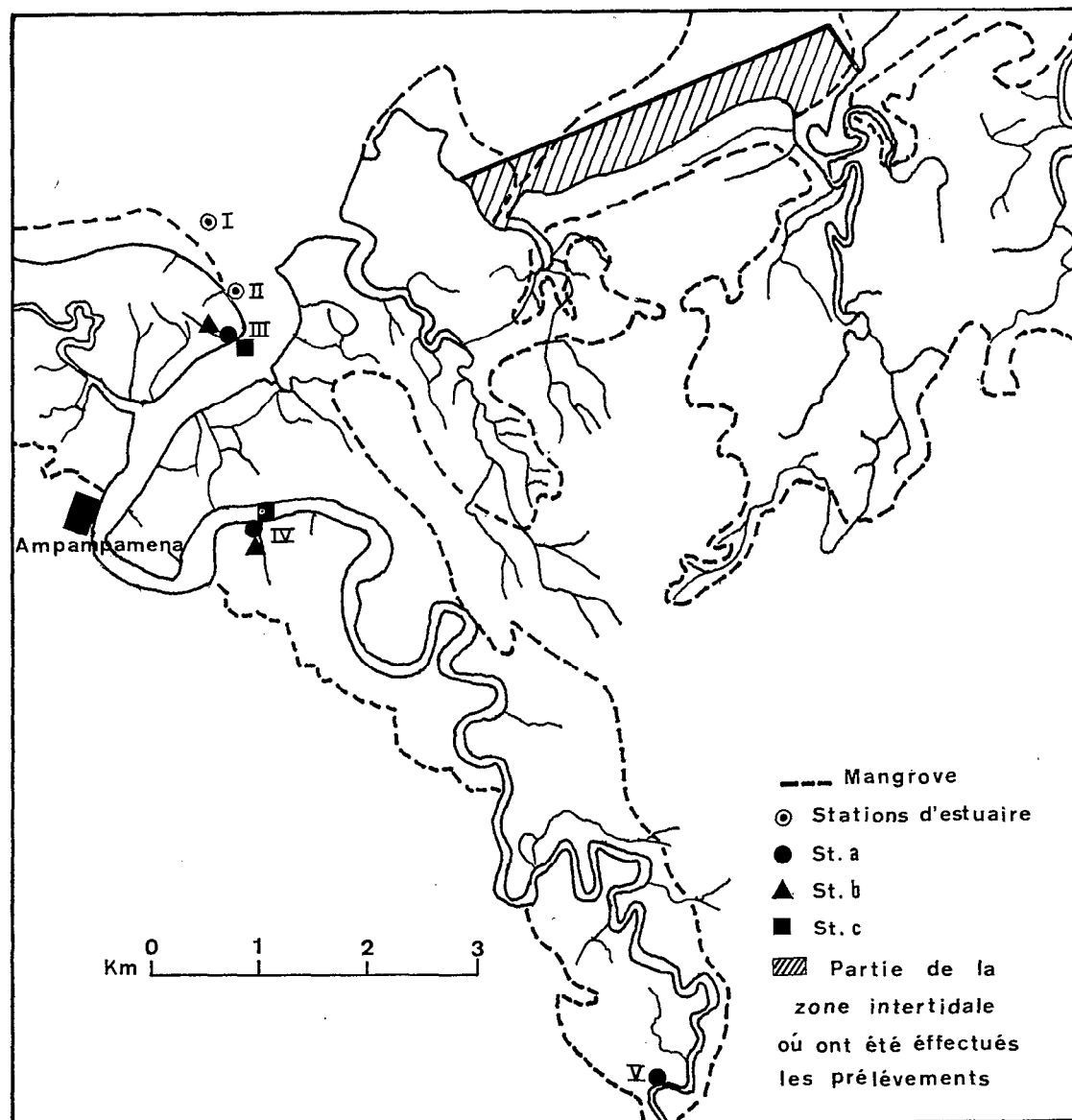


Fig. 2. — Emplacement des stations dans l'estuaire de l'Ambazoana.

Chaque station a été visitée de nuit, une fois par mois, durant une année (juin 1967 à juin 1968). A l'origine, onze traits d'une durée de 10 minutes devaient être réalisés à chaque sortie aux heures suivantes : 18 h, 18 h 30, 19 h, 19 h 30, 23 h, 1 h, 4 h, 4 h 30, 5 h, 5 h 30, 6 h. A la suite de difficultés de manœuvre, cet horaire n'a pas toujours été exactement respecté et parfois même certains traits n'ont pas été réalisés. Les prélèvements étaient faits à l'aide d'un filet fixé sur une « luge » traînée sur le fond*.

2.1.2 *Stations d'estuaire*: ces stations (I, II, III, IV et V, sont situées dans l'estuaire de l'Ambazoana (fig. 2).

* Cette luge est dérivée de celle décrite par BEYEN (1958) et représentée par HOLME (1964). Elle comporte une sole de fonte relevée à l'avant et supportant un bâti à l'intérieur duquel est tendu un filet à plancton d'une maille de 800 microns de vide. L'ouverture du filet est rectangulaire et mesure 50 cm x 40 cm ; sa longueur totale est de 165 cm, dont 110 cm pour la partie filtrante. De manière à éviter l'envasement le bord inférieur du cadre d'ouverture est situé à 50 cm au-dessus du plancher de la luge.



Fig. 3. — Filet en tissus de moustiquaire utilisé dans les stations d'estuaire.

Chaque station a été visitée tous les 15 jours pendant une année, d'octobre 1968 à octobre 1969.

Les échantillons étaient prélevés à l'aide d'un filet identique à ceux utilisés par certains autochtones. Il est constitué de deux rectangles de tissus de moustiquaire (200×250 cm) cousus bord à bord sur trois côtés, les coutures latérales n'allant que jusqu'à 40 cm du bord d'ouverture (fig. 3) d'où une ouverture rectangulaire de $80 \text{ cm} \times 250 \text{ cm}$. La maille a 1 mm de vide.

Le filet est tiré sur le bord de la rivière par deux pêcheurs, le bord inférieur étant maintenu au ras du fond et le bord supérieur au voisinage de la surface.

L'échantillonnage a lieu à marée descendante, 3 heures à 1 heure avant la basse mer. Chaque trait dure 30 secondes, ce qui correspond à une distance variant entre les valeurs extrêmes 6 et 9 m (distance moyenne calculée sur 11 traits = 7,5 m).

2.2. Échantillonnage des larves.

L'échantillonnage des larves a été réalisé seulement dans la zone marine.

Du mois d'août 1966 au mois d'août 1967 cinq stations (fig. 1) ont été occupées tous les 15 jours. Trois de ces stations (3a, 3b, 3c) sont sur une ligne plus ou moins parallèle à la côte ; les fonds y sont respectivement de 10 m, 5 m et 5 m. Les stations 3d (25 m) et 3e (35 m) sont situées plus au large.

Aux trois premières stations, un seul trait horizontal était fait à 3 m de profondeur. A la station 3d trois traits étaient faits à 3 m, 10 m et au voisinage (2 m) du fond. A la station 3e deux traits étaient réalisés à 3 m et 10 m.

De septembre 1967 à juin 1968, seules les stations 3b et 3d ont été occupées.

Ces stations ont toujours été visitées entre 6 h et 14 h. Chaque trait durait 5 minutes.

En novembre 1968, mars et juillet 1969, S. FRONTIER a réalisé trois quadrillages de la baie. Au cours de chacun d'eux, 26 à 28 stations étaient occupées. A chaque station, un trait horizontal d'une durée de 2 mn a été réalisé à une profondeur de 3 m quand les fonds étaient inférieurs à 10 m et de 4 m quand les fonds étaient supérieurs ou égaux à 10 m.

Tous ces prélèvements ont été réalisés à l'aide d'un filet horizontal fermant, type « Lucifer » (PETIT *et al.*, 1969).

3. HYDROLOGIE

3.1. Stations de la baie.

Les saisons hydrologiques sont en relation avec les saisons climatiques et légèrement décalées par rapport à elles. La saison chaude et pluvieuse débute fin octobre et dure jusqu'en avril. La saison sèche et fraîche lui succède alors.

3.1.1. A la station 3b *.

Le diagramme TS à la station 3b (observations faites à 3 m de profondeur) permet de définir des saisons hydrologiques (fig. 4).

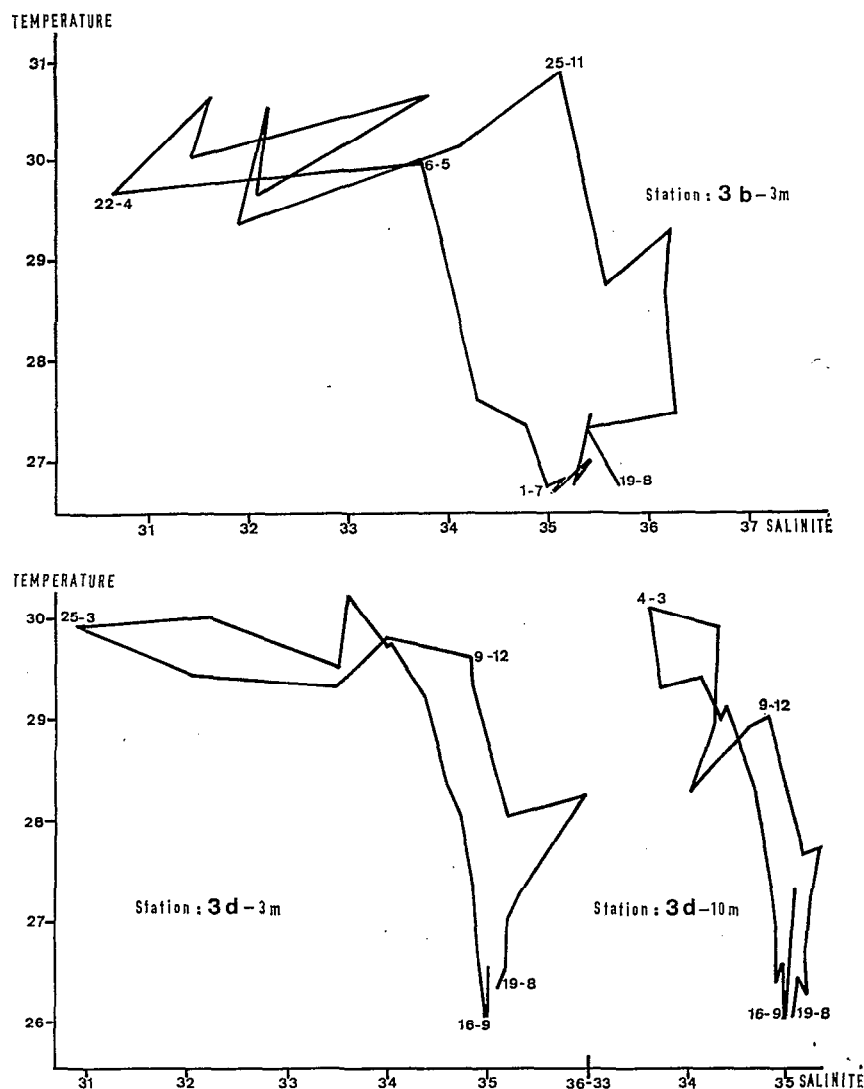


Fig. 4. — Diagrammes TS aux stations 3b et 3d.

* Les observations aux stations 3b et 3d ont été faites de août 66 à juin 68 et aux stations d'estuaire d'octobre 68 à octobre 69.

De mi-août à fin novembre, la température s'élève progressivement (passant de 26,8 à 30,9 °C) tandis que la salinité reste assez élevée ($35 < S_{\text{‰}} < 36,5$).

Puis, la température de l'eau restant élevée, la salinité diminue et c'est de début janvier à début mai une période d'instabilité haline ($30,5 < S_{\text{‰}} < 34$), cependant que la température reste constamment élevée ($29,3 < t^{\circ}\text{C} < 30,7$).

Du début du mois de mai à fin juin, la salinité augmente (passant de 33,7 à 35 ‰) tandis que la température diminue (de 30 à 26,7 °C).

Enfin pendant une courte période, de fin juin à mi-août, l'eau est fraîche et salée. Cette période est remarquable par la stabilité haline ($35 < S_{\text{‰}} < 35,7$) et thermique ($26,7 < t^{\circ}\text{C} < 27,1$).

3.1.2. *A la station 3d.*

Ces saisons se retrouvent, quoique avec un léger décalage, à la station 3d, à 3 m de profondeur. Le retard est de quinze jours environ.

D'autre part, l'instabilité haline que l'on observait à la station 3b durant la saison chaude a fait place à une variation progressive de la salinité.

Si l'on considère maintenant le diagramme TS à 10 m de profondeur, on constate qu'il n'y a pratiquement plus de saisons intermédiaires. De mi-août à début mars, il y a une augmentation de la température (qui passe de 26 à 30 °C) accompagnée, à partir de novembre, d'une diminution de la salinité (qui tombe de 35,2 à 33,6 ‰). De début mars à mi-septembre, on a au contraire une diminution de la température (qui tombe de 30 à 26 °C) accompagnée d'une augmentation de la salinité (qui passe de 33,6 à 35 ‰).

On remarque, en comparant les différents diagrammes TS, que l'amplitude des variations, en ce qui concerne la température et la salinité, est à peu près identique aux stations 3b et 3d à la profondeur de 3 m (4 °C pour la température et 5 à 6 ‰ pour la salinité). Par contre, à la station 3d à 10 m de profondeur, si la température varie également de 4 °C, la salinité, elle, subit une fluctuation inférieure à 2 ‰. Au niveau du fond, cette fluctuation est de l'ordre de 0,75 ‰. Il semble donc qu'à une profondeur de 3 m, les caractéristiques de la masse d'eau soient à peu près les mêmes aux stations 3b et 3d — c'est une eau subissant de fortes variations de température et de salinité. Par contre, à 10 m à la station 3d, on a une eau qui est remarquable par sa relative stabilité haline.

D'autre part, les courbes de température et de salinité aux différentes profondeurs, à la station 3d, montrent l'existence de deux périodes bien distinctes (fig. 5). De mi-novembre à mi-juin donc durant une période qui s'étend de part et d'autre de l'été austral, les couches d'eau sont nettement stratifiées. On a au fond une eau fraîche et salée (caractéristiques d'eau du large) et en surface une eau chaude et dessalée (caractéristiques d'eau très côtière). Cette stratification est donc très stable. De mi-juin à mi-novembre, toute l'épaisseur de la couche d'eau est à peu près homogène. La salinité est à peu près la même de la surface jusqu'au fond. La température, par contre, est toujours légèrement plus élevée à la surface qu'au fond.

En conclusion, on peut dire qu'il existe dans la baie d'Ambaro deux masses d'eau : une eau de fond, entre le fond et une profondeur comprise entre 3 et 10. Cette eau, fraîche et salée en hiver, chaude et relativement salée en été est donc sous l'influence du large pendant toute l'année.

Au-dessus on a l'eau de surface, chaude et dessalée l'été (dessalure due aux précipitations et aux apports des rivières), fraîche et salée l'hiver (haute salinité due à l'évaporation que ne compensent plus les précipitations — à peu près nulles — et l'apport des rivières, et peut-être aussi à l'apport d'eau du large). Pendant l'été, de mi-novembre à mi-juin, c'est donc une eau à caractéristiques très côtières qui s'étale dans toute la baie. De mi-juin à mi-novembre la nappe d'eau côtière a reflué et a été remplacée par une eau présentant les caractéristiques de l'eau du large.

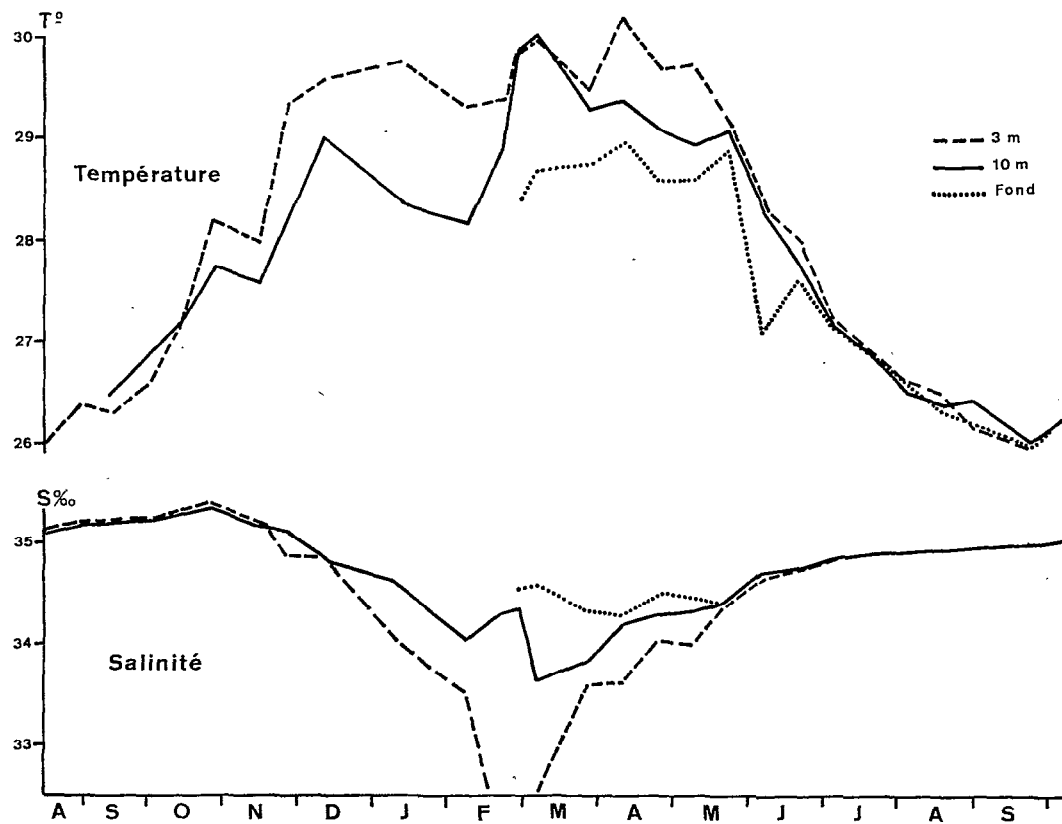


Fig. 5. — Variations saisonnières de la température et de la salinité à la station 3 d.

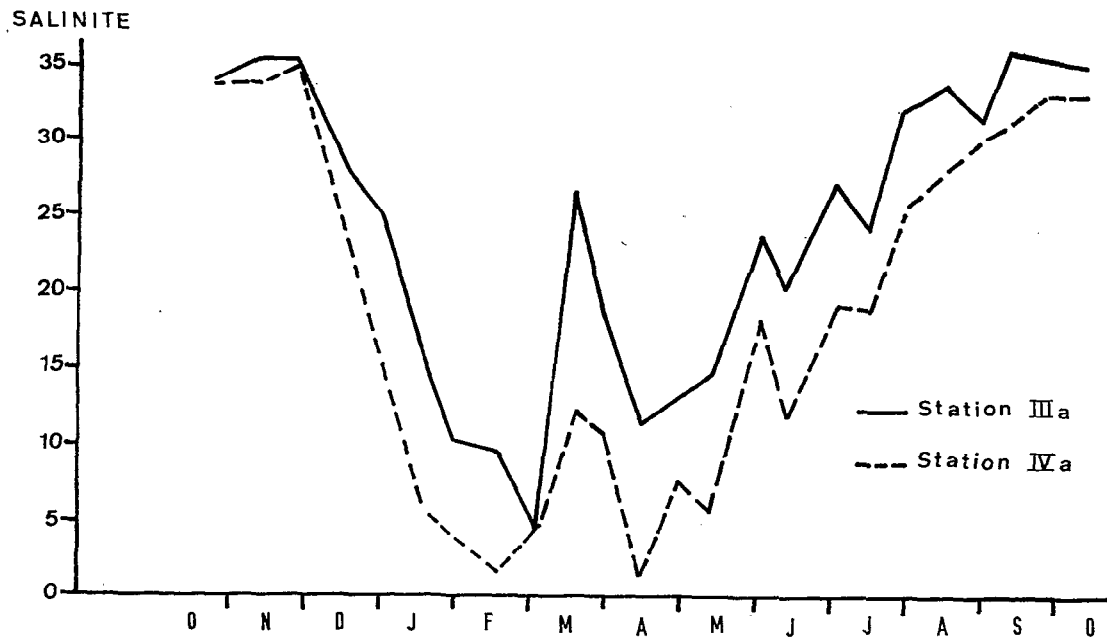


Fig. 6. — Variations saisonnières de la salinité dans l'estuaire de l'Ambazoana.

3.2. Stations d'estuaire.

Nous n'avons pas tenu compte de la température, car les variations quotidiennes en fonction de l'ensoleillement étaient importantes, et ne nous ont pas permis de dégager les variations saisonnières qui existent certainement.

Les variations saisonnières de la salinité, par contre, sont très nettes. Les valeurs que nous indiquons correspondent à des mesures faites 3 heures à 1 heure avant l'étales de basse mer (fig. 6).

A la station IIIa, la salinité se maintient à un niveau élevé (35 ‰) de début septembre à fin novembre. Elle ne cesse de décroître de début décembre à fin février où elle n'est plus que de 5 ‰. De début mars à fin août, elle augmente progressivement, mis à part une nouvelle dessalure, moins importante que celle de février, en avril.

A une époque donnée de l'année, la salinité varie évidemment suivant le moment de la marée. C'est ainsi qu'en mars, à Ampampamena, sur le bord de la rivière, elle varie de 1,5 à 25 ‰ entre les étales de basse et de haute mer (fig. 7). En septembre elle varie de 28 à 35 ‰. Cette eau d'estuaire, très dessalée l'été, toujours relativement salée l'hiver, peut donc être assimilée à l'eau de surface de la baie.

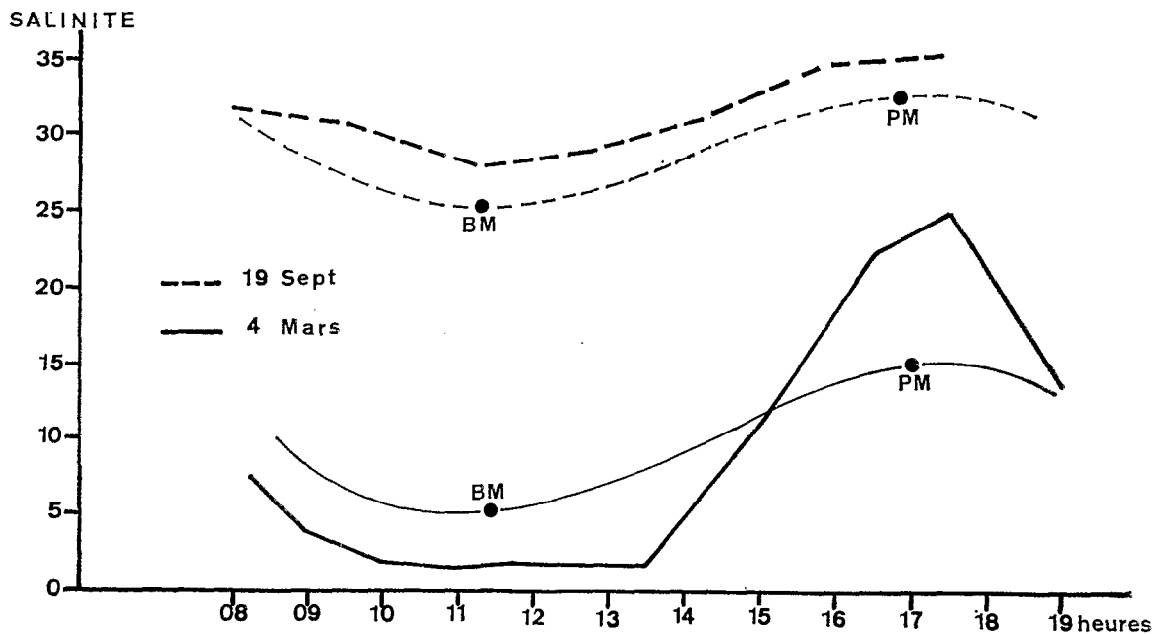


Fig. 7.— Variations de la salinité en fonction de la marée à Ampampamena.

4. RYTHME D'ACTIVITÉ NOCTURNE DES ADULTES

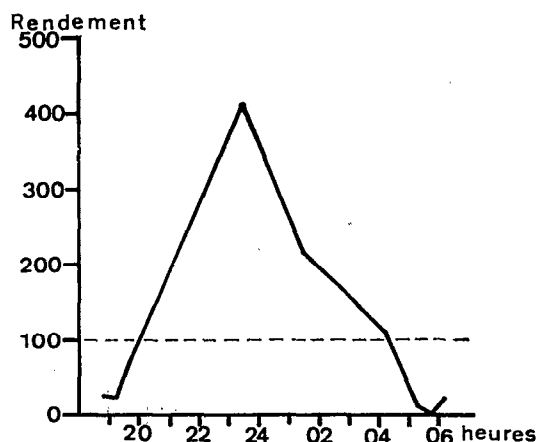
Ce rythme a été étudié à partir des échantillons prélevés à l'aide de la « luge » à la station 3b. Le bord inférieur du cadre d'ouverture étant situé à 50 cm au-dessus de la sole de la « luge », il y a de fortes chances pour que seuls les animaux nageant au-dessus du fond soient capturés. Ces variations de capture devraient donc traduire les variations du rythme d'activité des adultes.

Nous avons calculé pour chaque sortie le rendement moyen (nombre d'individus capturés) par trait, puis pour chaque trait de la sortie le pourcentage par rapport au rendement moyen. D'autre part la nuit a été fractionnée de la façon suivante :

18 h	à 18 h 30	4 h	à 4 h 30
18 h 30	à 19 h	4 h 30	à 5 h
19 h	à 19 h 30	5 h	à 5 h 30
19 h 30	à 20 h	5 h 30	à 6 h
23 h	à 24 h	6 h	à 6 h 30
1 h	à 2 h		

Un trait est rapporté à la tranche dans laquelle il s'est effectué pour sa plus grande partie. Le rendement moyen annuel pour chacune de ces tranches a ensuite été calculé (tableau I)*.

Au cours de l'étude du cycle saisonnier d'abondance des larves au-dessus des fonds de 5 m (filet à plancton traîné à une profondeur de 3 m, entre 07 h et 12 h), un seul trait sur 63 effectués aux stations 3b et 3c a permis de capturer des adultes (8 individus). Par contre, les 130 traits effectués de nuit entre 18 h et 06 h, à l'aide de la luge, ont permis de capturer 30.000 adultes. Le succès de la luge ne peut être imputé au fait qu'elle était traînée sur le fond. En effet, le 2 février, le trait effectué à 01 h avait permis d'obtenir plusieurs milliers d'adultes. Le trait a alors été recommencé, mais cette fois la luge était traînée en surface, plusieurs milliers d'adultes ont à nouveau été capturés.



Par ailleurs, la surface d'ouverture du filet à plancton est supérieure à celle du filet de la luge. Seules, semble-t-il, interviennent l'heure, et l'« avoidance » devant un filet trop fin.

Le rendement de la luge varie beaucoup au cours de la nuit, comme le montrent le tableau I et la fig. 8.

Fig. 8. — Variations du rythme d'activité nocturne des adultes.

Jusqu'à 19 h 30, le rendement demeure très faible. Il augmente ensuite pour devenir très important au milieu de la nuit (23 h-24 h et 01 h-02 h), puis diminue pour devenir moyen à 04 h. A partir de 05 h il est à nouveau très faible.

Ces variations ne peuvent s'expliquer par un transport d'adultes dans la zone d'échantillonnage par les courants de marée comme l'ont montré différents auteurs pour les post-larves de *Penaeidae* (TABB *et al.*, 1962 ; SAINT-AMANT *et al.*, 1966 ; HUGUES, 1969 ; CAILLOUET *et al.*, 1968), car cela ne rendrait pas compte de l'absence persistante d'adultes à la station 3b en début et en fin de nuit, quel que soit le moment de la marée. La seule explication du phénomène est que les adultes s'enfouissent pendant une partie du cycle nyctéméral et nagent pendant l'autre partie. A 18 h, les adultes sont enfouis et ce n'est qu'à 18 h 30 qu'ils commencent à devenir actifs,

* Il n'a été tenu compte que des 5 sorties où le rendement moyen par trait était supérieur à 25 individus : 4 août, 1^{er} septembre, 10 janvier, 2 février et 8 mars.

cette activité augmentant progressivement. Aucun trait n'ayant été fait entre 20 h et 23 h, il n'est pas possible de situer exactement le point culminant de cette activité. Après minuit, ou peut-être avant, elle diminue progressivement tout en restant importante jusqu'à 4 h. Elle redevient très faible après 5 h.

Ainsi, contrairement aux post-larves de *Penaeus indicus* et *Parapenaeopsis acclivirostris* qui présentent un maximum d'activité en début et en fin de nuit (LE RESTE, sous presse), les adultes de *A. erythraeus* présentent leur maximum d'activité au milieu de la nuit.

TABLEAU I. — Variation d'abondance des adultes de *Aceles erythraeus* au cours de la nuit

Date	18 h à 18 h 30		18 h 30 à 19		19 à 19 h 30		19 h 30 à 20		23 à 24 h		01 à 02 h		04 à 04 h 30		04 h 30 à 05		05 à 05 h 30		05 h 30 à 06		06 à 06 h 30		n	Rn
	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt	N	Rt		
4.8.67	0	0	0	0	0	0	0	0	307	839	79	216	17	46	0	0	0	0	0	0	0	0	11	36,6
1.9	0	0	0	0	11	40	63	232	213	783	12	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	27,2
10.1.68			300	56	312	59	440	83	800	150	550	103	920	173	400	75							7	532
2.2	190	8			31	1	332	14	7000	287	13700	562			667	27	2	0	4	0	7	0	9	2437
8.3			35	67			20	40	4	8	96	185	110	212	120	231	25	48	4	8	50	96	9	52
R		3		31		25		74		413		222		108		66		12		2		24		

N = nombre d'individus capturés aux différentes heures de la nuit.

n = nombre de traits effectués dans la nuit.

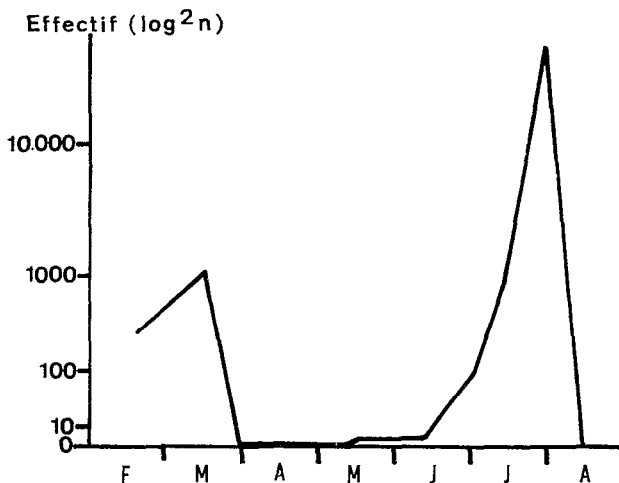
Rn = Rendement moyen de la nuit exprimé en nombre d'individus par trait.

Rt = Rendements des différentes tranches de la nuit exprimés en pourcentage par rapport aux rendements moyens de la nuit.

R = moyenne des Rt des 5 nuits.

5. DISTRIBUTION DES ADULTES

Des échantillonnages ont été effectués pendant un an dans la baie (stations 3b et 3d) et dans l'estuaire de l'Ambazoana, et pendant 6 mois dans la zone intertidale.



5.1. Baie d'Ambaro.

A la station 3d, les adultes ne sont trouvés qu'exceptionnellement.

A la station 3b (fig. 16) par contre, ils sont parfois recueillis en grande quantité. Ils sont trouvés : d'une part de décembre à mars avec un maximum en janvier-février ; d'autre part, mais en beaucoup moins grand nombre, en août. En octobre, et d'avril à juin, il n'y a pratiquement pas d'*Aceles*.

Fig. 9. — Variations saisonnières d'abondance des adultes dans la zone intertidale.

5.2. Zone intertidale (fig. 9).

Les échantillonnages n'ont été faits que de février à août. On observe deux périodes d'abon-

dance en février-mars et en juillet séparées par une période d'absence presque totale en avril-mai-juin.

5.3. Estuaire de l'Ambazoana (fig. 10 et 11).

Cinq stations étaient visitées (fig. 2). A toutes les stations, numérotées de I à V, un échantillon était prélevé au bord de la rivière. En outre, aux stations III et IV, deux autres échantillons étaient prélevés dans un chenal de mangrove se jetant dans la rivière. L'un des échantillons était prélevé à l'entrée du chenal (IIIa et IVa), l'autre à une cinquantaine de mètres en amont (IIIb et IVb). Ces chenaux de mangrove sont immergés à marée haute mais secs à marée basse*.

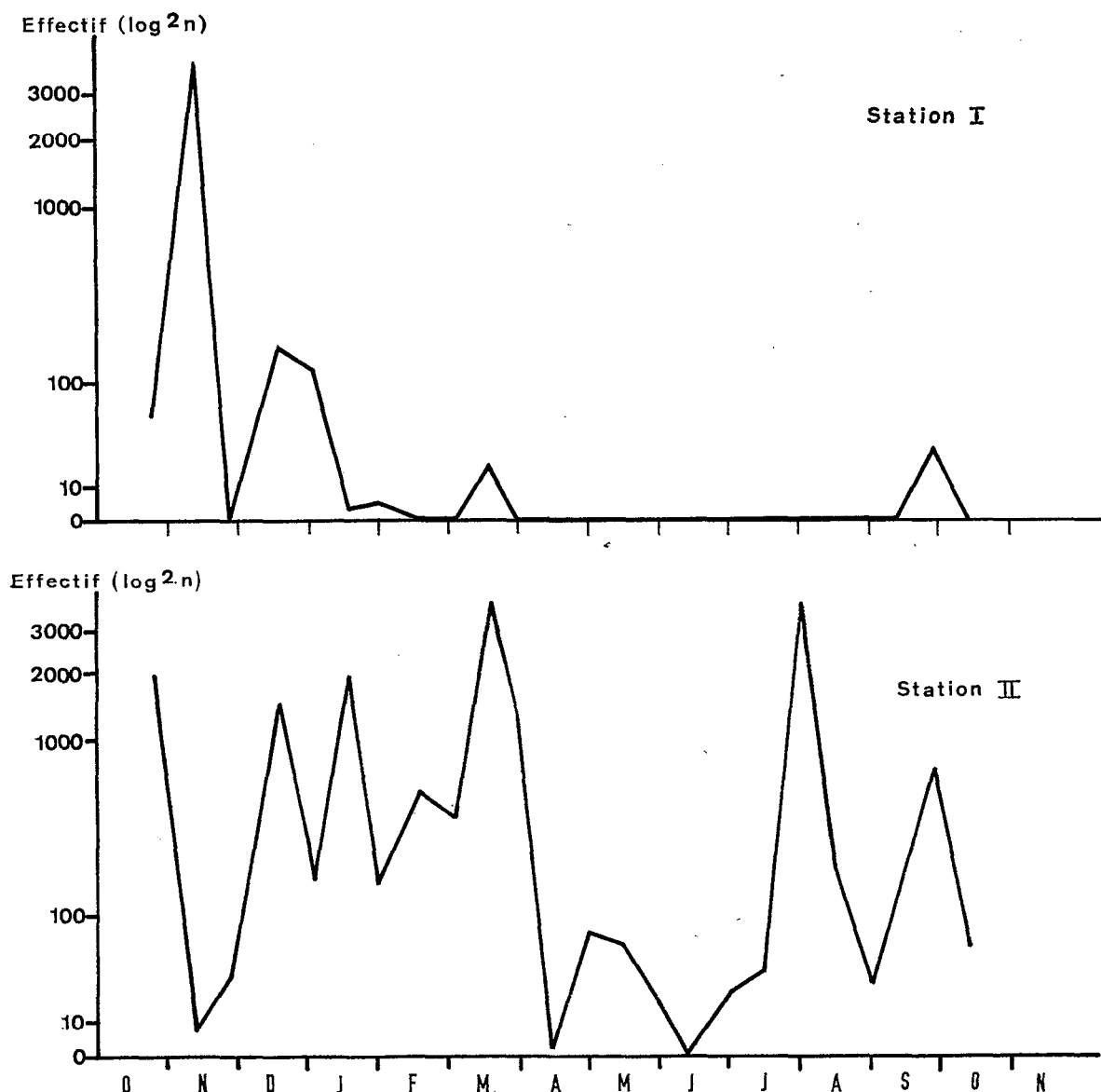


Fig. 10. — Variations saisonnières d'abondance des adultes aux stations I et II (Ambazoana).

* Au moment de la marée où nous faisons l'échantillonnage, les échantillons prélevés à IIIa et IVa étaient toujours beaucoup plus importants que ceux prélevés à IIIb et IVb.

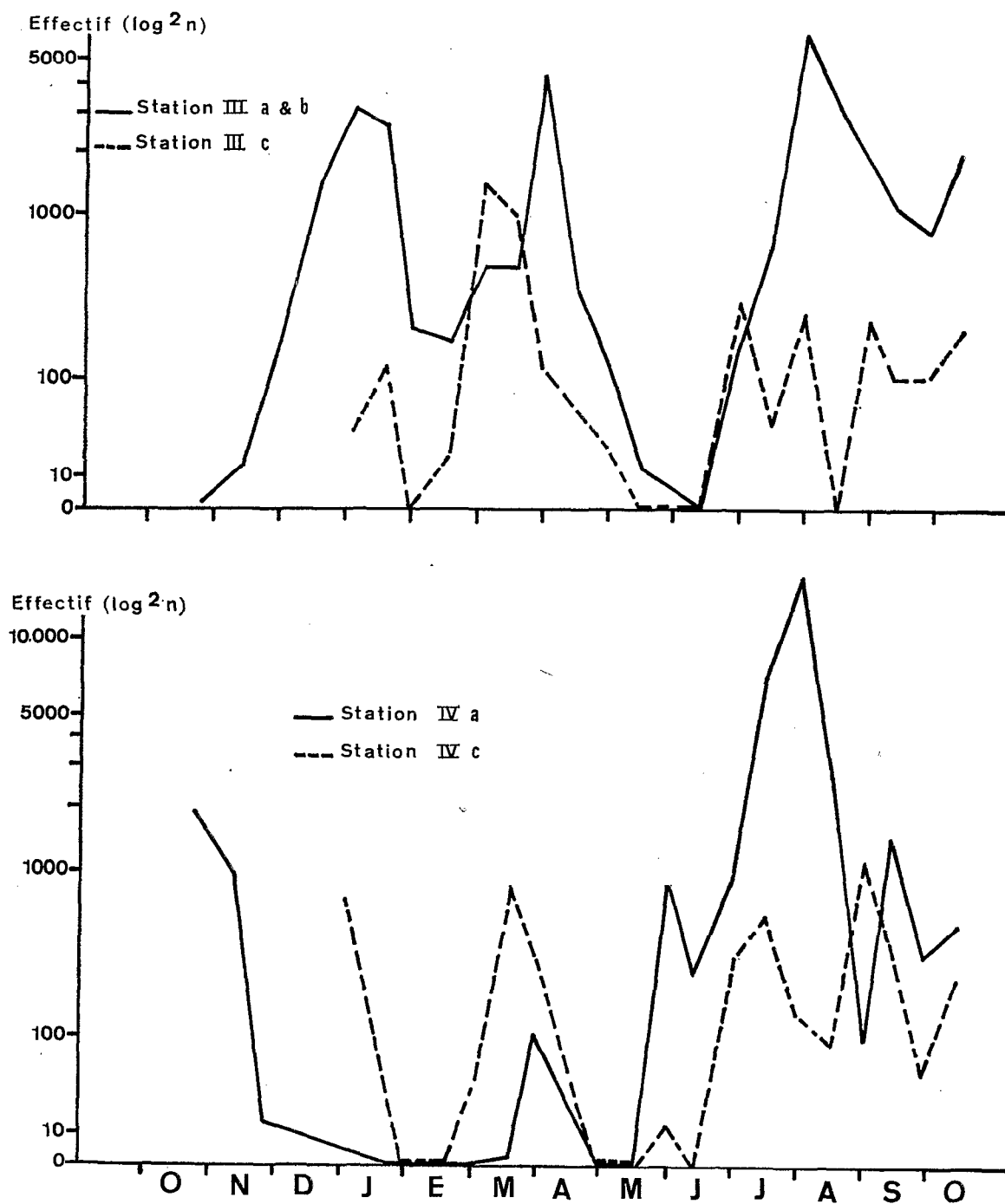


Fig. 11. — Variations saisonnières d'abondance des adultes aux stations III et IV (Ambazoana).

STATION I : Les adultes sont essentiellement trouvés d'octobre à janvier, avec un maximum en novembre.

STATION II : Les adultes sont abondants toute l'année sauf en novembre d'une part et de mi-avril à mi-juillet d'autre part.

STATION III (a et b) : (Les échantillons de IIIa et IIIb sont considérés globalement). Il y a deux périodes d'abondance bien distinctes : l'une de fin novembre à fin avril, l'autre de juillet à octobre. A l'intérieur de la première période d'abondance, on note un fléchissement en février.

STATION IIIc : Bien qu'aucun échantillon n'ait été prélevé d'octobre à janvier, il semble que les fluctuations soient identiques à celles observées aux stations IIIa et b.

STATION IVa et b : (Les échantillons de IVa et IVb sont considérés globalement). La période d'abondance se situe de fin mai à fin novembre avec un maximum en juillet-août. De décembre à mars il n'y a pratiquement pas d'adultes.

STATION IVc : Les fluctuations sont semblables à celles observées à la station IIIc.

STATION V : Cette station a été visitée irrégulièrement : d'octobre à janvier, en mai et en août. C'est seulement en novembre que des adultes y ont été trouvés.

Ces fluctuations d'abondance semblent pouvoir être imputées à deux causes différentes : le déplacement des masses d'eau et le cycle biologique.

Déplacement des masses d'eau : Les stations peuvent être groupées en trois catégories :

— station où les adultes sont essentiellement trouvés entre décembre et avril, c'est-à-dire pendant la saison chaude et humide, une deuxième période de présence, fugitive, se situant en août. C'est le cas de la station 3b.

— station où les adultes sont essentiellement trouvés entre juin et novembre, c'est-à-dire pendant la saison fraîche et sèche. C'est le cas de la station IVa et b ;

— stations où existent deux périodes, à peu près égales, d'abondance : l'une de décembre à mars-avril, c'est-à-dire en saison humide, l'autre de juillet à octobre, c'est-à-dire en saison sèche. C'est le cas de la zone intertidale et des stations II, IIIa et b, IIIc, IVc.

Il semble donc qu'il y ait une zone d'habitat privilégiée des *Acetes* qui correspond à l'entrée des estuaires. Dans cette zone privilégiée on observe deux périodes à peu près égales d'abondance des adultes : l'une en saison humide, l'autre en saison sèche. Pendant la saison humide cette zone s'étend très peu en amont et s'étale par contre largement dans la baie, sans doute jusqu'aux environs de l'isobathe 10 m, puisqu'on ne trouve presque jamais d'adultes à la station 3d. Pendant la saison sèche au contraire, cette zone s'étend assez peu en mer et davantage vers l'amont des estuaires, jusqu'à la limite de l'influence des marées (des adultes ont été trouvés en nombre appréciable à la station V en novembre). Aux limites de l'aire d'expansion des *Acetes*, on observe donc une seule période d'abondance des adultes : pendant la saison sèche dans le fond des estuaires, pendant la saison humide en mer. Entre ces deux limites tous les schémas intermédiaires peuvent se présenter.

Ces modifications de l'aire d'expansion de la population semblent correspondre aux variations saisonnières des caractéristiques hydrologiques. Pendant la saison des pluies les apports terrigènes d'eau douce sont importants, ce qui se manifeste dans les estuaires par une faible salinité. A Ampampamena, au mois de mars, la salinité varie de 1,5 à 25 ‰ entre les étales de basse et de haute mer. Dans la baie, une nappe d'eau chaude (29,5 °C à 30,5 °C) et dessalée (32 à 33 ‰) s'étend jusqu'au-delà de l'isobathe 10 m. Pendant la saison sèche, les apports terrigènes d'eau douce sont évidemment moins importants. A Ampampamena, au mois de septembre, la salinité varie de 28 à 35 ‰ entre les étales de basse mer et de haute mer. Dans la baie l'influence de l'eau du large, fraîche et salée, est devenue prépondérante. A la station 3b la salinité devient élevée, entre 35 et 35,5 ‰, la température est de 27 °C.

Il semblerait qu'une salinité de 35 ‰ devienne inhibitrice pour *A. erythraeus*, ce qui expliquerait la faible expansion de la population vers la baie pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, les salinités inférieures à 1,5 ‰ deviennent également inhibitrices et empêchent l'expansion de la population vers l'amont de l'estuaire. (A la station IVa, la salinité était de 1,5 ‰ en février et avril, une heure environ avant la B.M. et devait donc être sensiblement nulle au moment de l'étales).

Parfois, à l'intérieur même d'une période d'abondance, on observe dans l'Ambozoana une correspondance étroite entre une diminution d'abondance des adultes et une chute brutale de la salinité. C'est le cas notamment en février, aux stations IIIa et b, IIIc, IVc, où la salinité, une à deux heures avant la basse mer, est déjà inférieure à 5 ‰. Au mois de mars, quand la salinité augmente, le nombre d'*Aceles* devient à nouveau important.

Rythme biologique: Comme nous venons de le voir, certaines fluctuations d'abondance en une station donnée sont dues aux déplacements de l'aire de distribution de l'espèce. Cependant, si ce phénomène peut expliquer en partie les fluctuations observées dans les zones marginales, il ne permet pas de comprendre la discontinuité de l'abondance au milieu de l'aire. Pourquoi, dans la zone intertidale et aux stations II, IIIa et b, IIIc, IVc, existe-t-il deux périodes d'abondance, l'une en saison humide, l'autre en saison sèche? Il semble qu'il s'agisse d'un rythme biologique saisonnier mais les paramètres qui règlent ce rythme ne sont pas connus. Il ne peut s'agir de la température ou de la salinité puisque leurs valeurs sont opposées lors des deux périodes d'abondance. Si on considère les stations 3b, II, IIIa et b, IIIc, IVc où deux périodes d'abondance des adultes sont observées, on constate que les périodes d'abondance prennent le plus souvent place quand les saisons, sèche ou humide, sont bien installées, alors que les périodes de pauvreté correspondent aux fins ou aux changements de saison, octobre-novembre d'une part et mai-juin d'autre part.

6. DISTRIBUTION DES LARVES

Les larves ont été étudiées seulement dans la baie d'Ambaro. Les stades protozoé d'une part et mysis et mastigopous d'autre part ont été comptés séparément mais leur distribution coïncide : les larves seront donc considérées dans leur ensemble.

6.1. Distribution horizontale des larves dans la baie.

Cette distribution a été étudiée en novembre 1967, mars et juillet 1968 (fig. 12). Nous avons adopté, pour délimiter les zones d'égale abondance, la cotation d'abondance définie par FRONTIER (1969) (*).

En *novembre* les larves sont peu nombreuses. La plus grande densité est trouvée dans la partie est de la baie, avec un maximum entre les isobathes 5 et 10 m. Quelques larves sont trouvées également dans la partie ouest de la baie, au large de Nossi-Faly. Entre ces deux concentrations aucune larve n'est trouvée ; il est cependant possible que ces deux zones communiquent entre elles en deçà de l'isobathe 5 m.

En *mars* les larves sont nombreuses. La plus grande concentration est trouvée en face du delta de l'Ifasy, entre les isobathes 5 et 10 m. Des larves sont régulièrement trouvées au voisinage de l'isobathe 5 m, mais en beaucoup moins grand nombre vers l'ouest de la baie ; il est possible qu'elles soient plus nombreuses en deçà de l'isobathe 5 m. Au large de Nossi-Faly la zone de présence des larves s'infléchit vers l'est. Aucune larve n'est trouvée au centre de la baie.

En *juillet* quelques larves ont été trouvées, seulement à l'est de la baie.

En résumé :

— Des trois quadrillages effectués c'est celui de mars qui, de très loin, a permis d'obtenir le plus grand nombre de larves.

— C'est dans la partie est de la baie, et plus précisément en face du delta de l'Ifasy, que l'on trouve le plus grand nombre de larves ; cette zone semble être la seule où les larves soient

* cotes :	0	1	2	3	4	5
effectifs :	0	1-3	4-17	18-80	80-350	350-1500, etc...

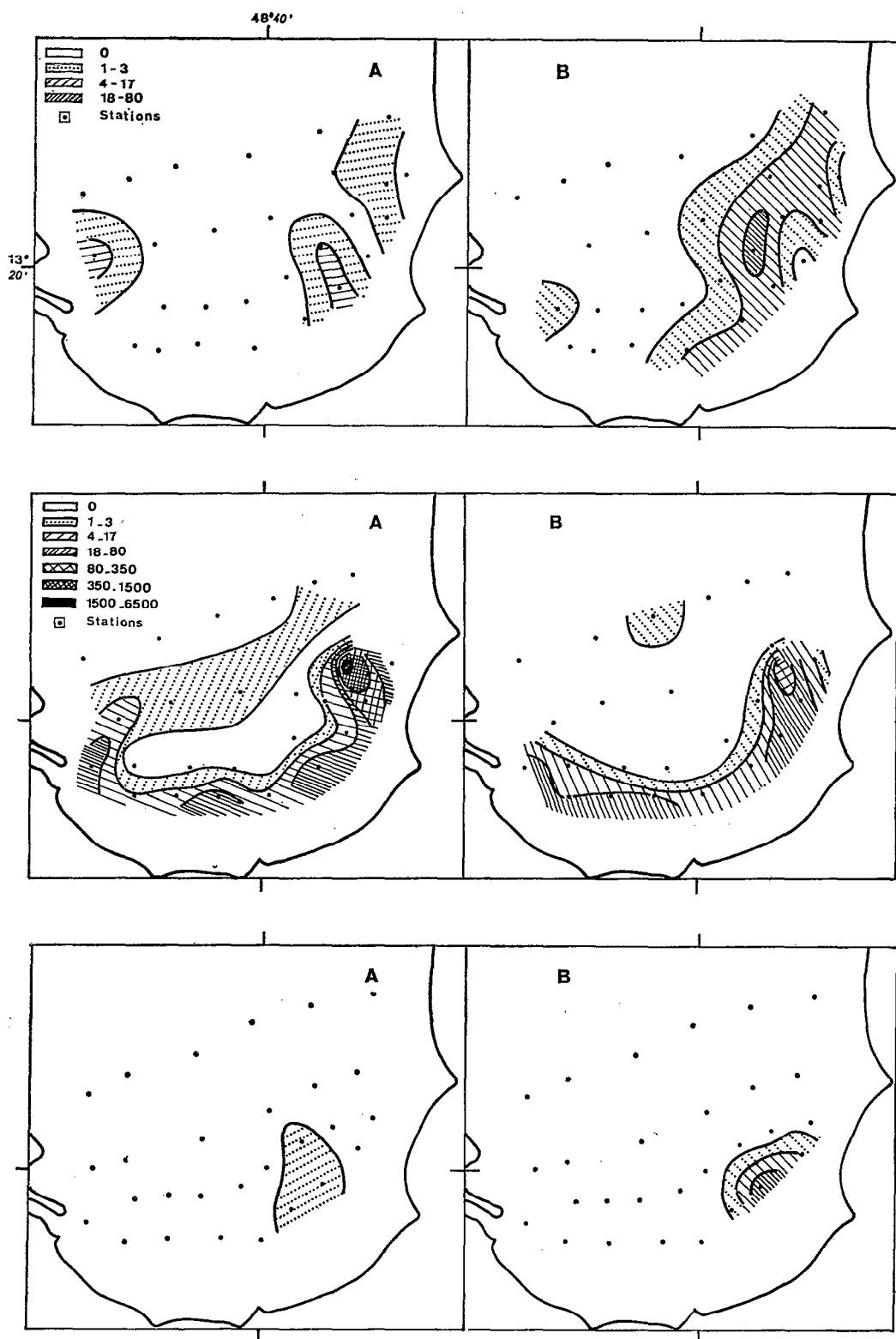


Fig. 12. — Distribution des larves dans la baie en novembre, mars et juillet.
A : protozoés ; B : acanthosomes + mastigopus.

trouvées toute l'année. Un second foyer, beaucoup moins important, semble exister au large de Nossi-Faly.

— Les larves sont trouvées en deçà de l'isobathe 10 m.

Le transport des larves par les courants semble faible car la distribution des *mastigopus* est identique à celle des protozoés. On peut donc penser que la zone de distribution des larves correspond à l'aire de reproduction.

L'aire de reproduction doit correspondre à certaines caractéristiques qui satisfont en même temps aux exigences des adultes et à celles des larves. Comme on l'a vu les adultes sont capables de s'enfouir dans le sédiment à certains moments du cycle nyctéméral. Les exigences écologiques seront donc de deux ordres : celles ayant trait à la nature du fond (adultes) et celles ayant trait aux caractéristiques de l'eau (adultes et larves).

Nature du fond : En examinant la carte sédimentologique de la baie d'Ambaro dressée par DANIEL, DUPONT et JOUANNIC (1968) (fig. 13) on s'aperçoit qu'il existe une corrélation entre la nature du fond et l'abondance des larves :

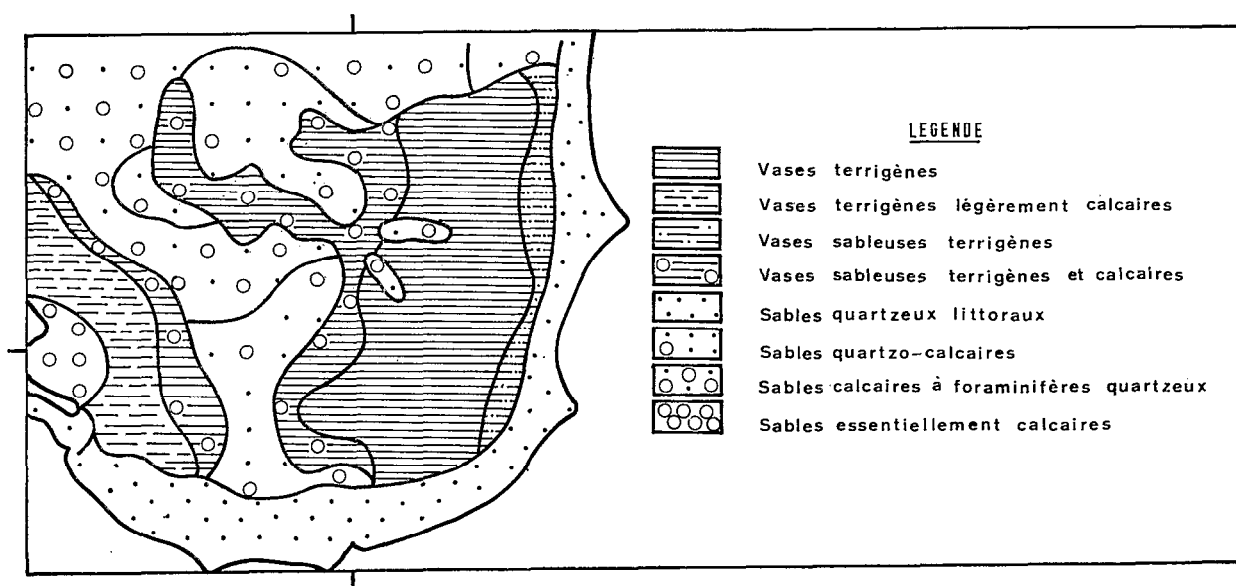


Fig. 13. — Carte sédimentologique de la baie d'Ambaro (d'après DANIEL, DUPONT, JOUANNIC).

— Les zones de plus grande abondance, à l'est, et à un bien moindre degré à l'ouest de la baie, correspondent à des fonds vaseux.

— La zone comprise entre Antsatra et le mont Ambato, c'est-à-dire la partie sud de la baie, qui est la plus pauvre, est essentiellement sableuse.

Ainsi, les larves sont toujours trouvées au-dessus de fonds vaseux. Cependant, dans la baie, l'aire de répartition des larves est loin de recouvrir toute la zone vaseuse. Il est possible que l'aire de reproduction soit en retrait par rapport à l'aire de répartition des adultes. Cette dernière hypothèse est peut-être valable en direction des estuaires où les adultes sont trouvés, aux stations II, III et IV sur des fonds très vaseux également, mais où il n'est pas certain que la reproduction ait lieu ; ce dernier point ne peut malheureusement pas être établi ici, aucun échantillonnage de plancton n'ayant été réalisé dans cette zone.

Caractéristiques de l'eau : Seules la salinité et la température seront envisagées.

SALINITÉ : Lors des quadrillages, des mesures de température et de salinité ont été faites en surface à chaque station. La carte des isobathes (fig. 14) montre qu'il y a en mars deux pôles

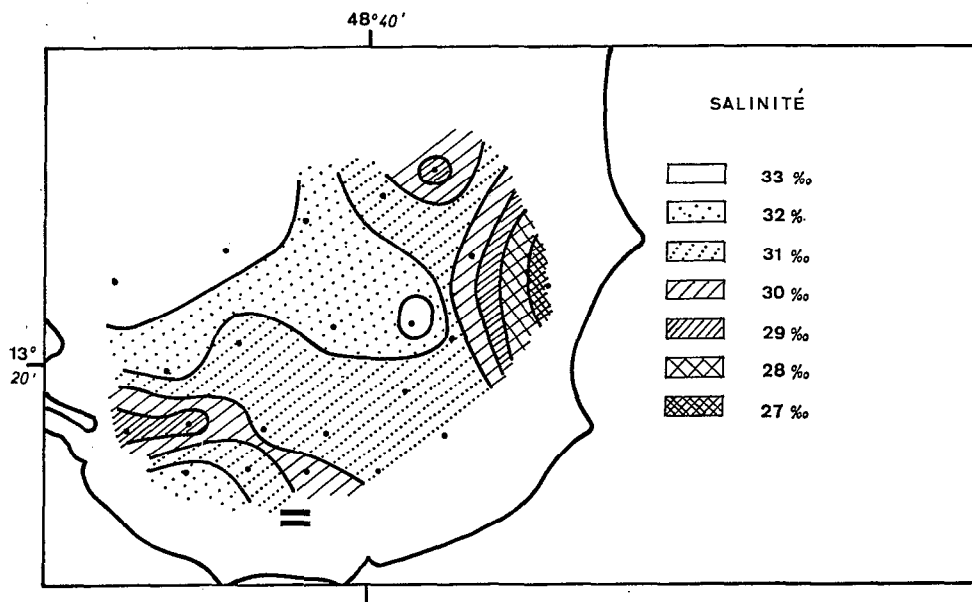


Fig. 14. — Répartition de la salinité de surface dans la baie, en mars.

de basse salinité : un pôle principal à l'est, en face du delta de l'Ifasy, et un pôle secondaire à l'ouest, au sud de Nosy-Faly. La confrontation de la carte des isohalines avec celle de la distribution des larves montre que les plus grandes densités larvaires sont associées aux salinités de 28 à 29 ‰. Toute la zone où la salinité est supérieure à 30,5 ‰ correspond à la zone de faible densité larvaire. A l'est de la baie, dans la zone littorale où la salinité est inférieure à 27 ‰, la densité larvaire est également moindre. Il est certain que les valeurs 27 et 30,5 ‰ ne constituent pas des seuils pour les adultes, puisqu'on a vu précédemment que dans l'estuaire ils s'accommodaient de salinités variant entre 1,5 et 35 ‰. La valeur de 30,5 ‰ ne constitue pas non plus un seuil supérieur pour les larves car à la station 3b elles sont souvent trouvées en quantité appréciable jusqu'à une salinité de 34 ‰ environ. Il est possible par contre qu'une salinité de 28 ‰ constitue un seuil au-dessous duquel les larves ne peuvent vivre. Dans ce cas, la reproduction dans l'estuaire de l'Ambazoana serait réduite ou nulle pendant la saison des pluies car nous avons vu qu'à Ampampamena en mars, la salinité ne dépassait pas 25 ‰ à l'étale de haute mer. Par contre, en septembre, la salinité est de 28 ‰ à l'étale de basse mer et la reproduction serait donc possible en saison sèche. Seuls cependant des échantillonnages de plancton nous permettront ultérieurement de préciser ce point.

TEMPÉRATURE : Lors du quadrillage du mois de mars la température de surface à toutes les stations, était comprise entre 28 et 29 °C et on n'observe aucune corrélation entre la température et la densité larvaire.

6.2. Cycle saisonnier d'abondance des larves dans la baie.

Les larves n'ont été trouvées qu'exceptionnellement aux stations 3d et 3e. A la station 3a (fig. 15) elles ont été trouvées en assez grand nombre en une seule occasion, en janvier. A la

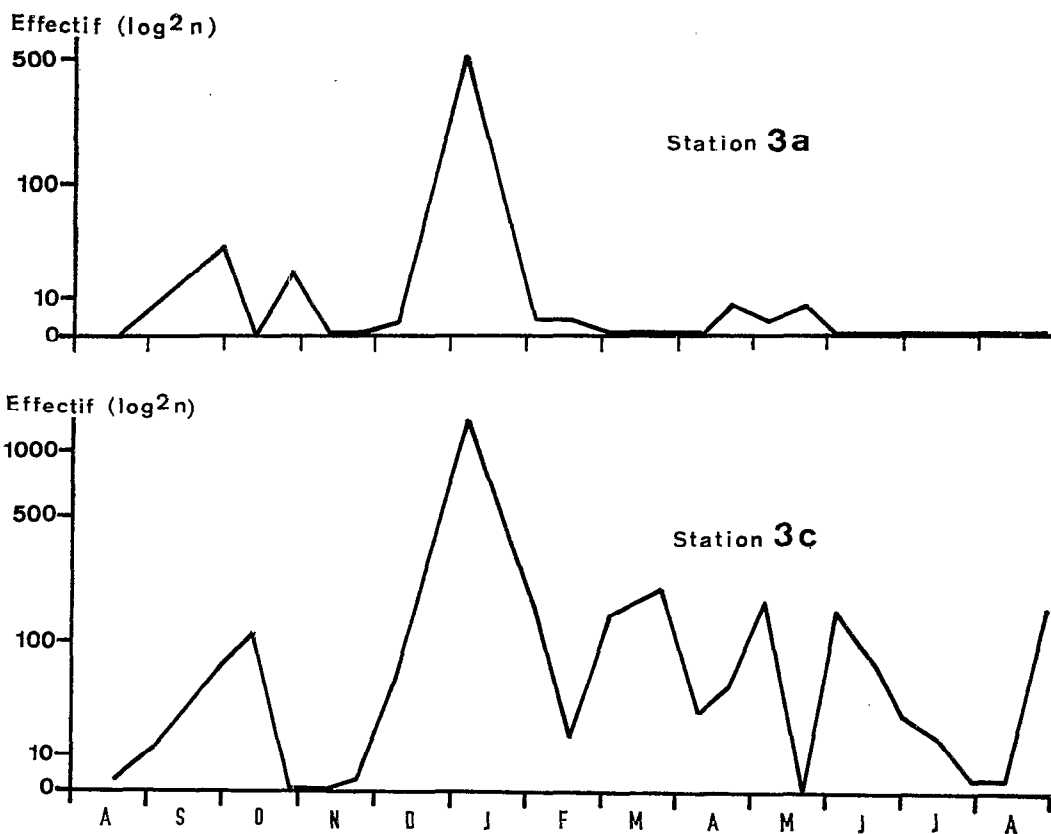


Fig. 15. — Variations saisonnières d'abondance des larves aux stations 3 a et 3 c.

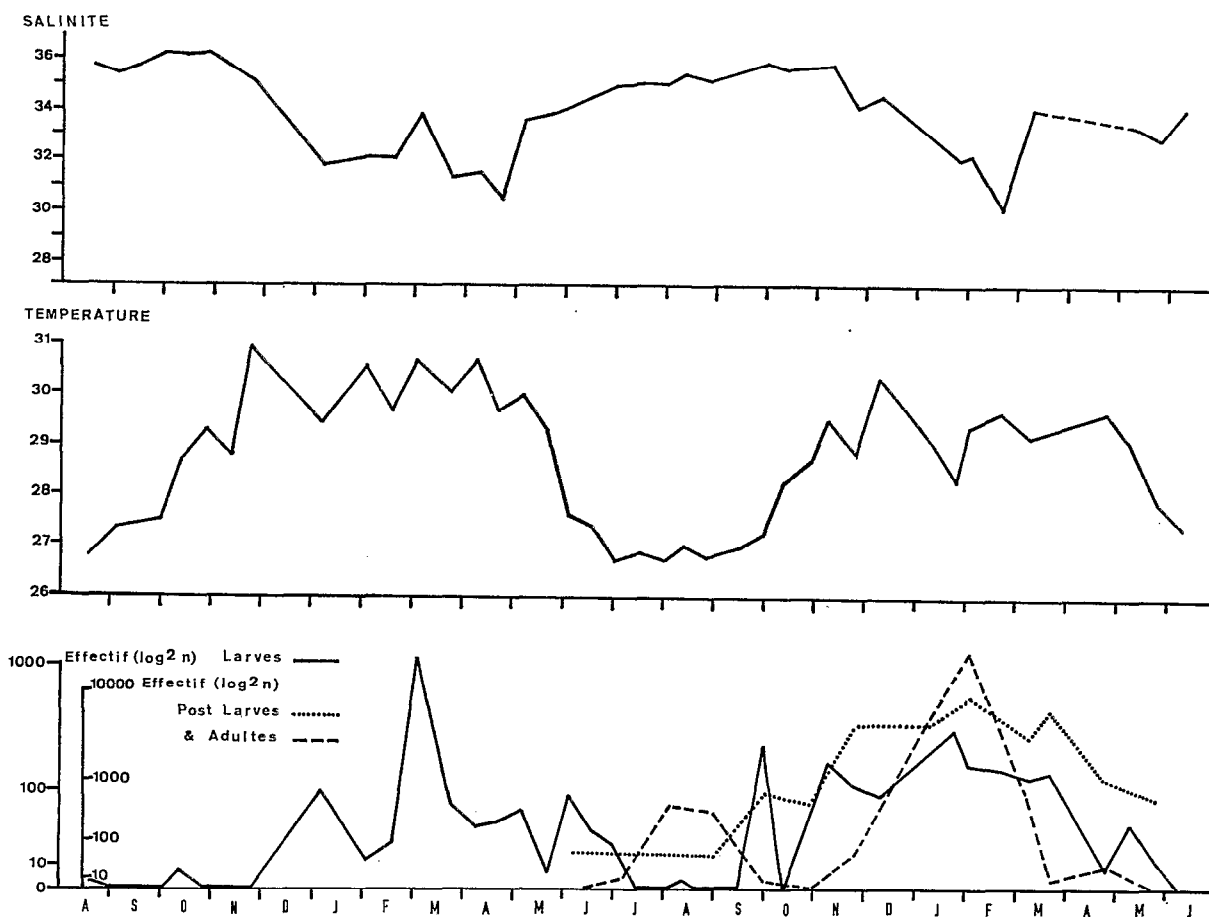


Fig. 16. — Variations saisonnières d'abondance des larves, post-larves et adultes en fonction de la température et de la salinité à la station 3 b.

station 3b (fig. 16), l'échantillonnage a été prolongé pendant près de deux ans, d'août 1966 à juin 1968. On distingue nettement une période de reproduction qui se poursuit de décembre à juin avec un maximum en mars la première année, et de fin septembre à mai avec un maximum en janvier la deuxième année. On observe donc à cette station une seule période de reproduction, en saison humide. Ce résultat recoupe celui concernant l'abondance des adultes. Les courbes d'abondance des larves, des post-larves et des adultes sont presque superposables, ce qui dénote un développement larvaire et post-larvaire très rapide. Le très petit maximum d'adultes de saison sèche ne s'accompagne d'aucun maximum larvaire décelable.

A la station 3c (fig. 15), outre la période de reproduction principale qui s'étend de décembre à fin juin, on observe une brève poussée larvaire de mi-septembre à mi-octobre la première année, et de fin août à une date non déterminée la deuxième année.

Quels sont les paramètres qui régissent la reproduction ? A la station 3b, la deuxième année, la courbe d'abondance des larves et surtout celle des post-larves où les fluctuations sont plus nuancées, suivent de très près la courbe thermique. Par contre, la première année, si la courbe des larves suit de près la courbe thermique à la station 3c, elle présente un retard d'environ deux mois à la station 3b. Il est probable que la station 3b occupe une position plus marginale que la station 3c dans l'aire de distribution de l'espèce et qu'au début de la poussée thermique, alors qu'on est encore en pleine saison sèche, le nombre d'adultes y est parfois encore trop faible pour que la reproduction soit perceptible par échantillonnage des larves.

La salinité ne semble pas avoir d'influence sur la reproduction. Par contre d'autres facteurs, inconnus, doivent intervenir ; en particulier ceux inhibant la reproduction, ou la survie des larves, isolant ainsi en novembre, à la station 3c une reproduction de fin de saison sèche d'une reproduction de saison humide. On notera que ce « creux » correspond, ici encore, au changement de saison.

7. CONCLUSIONS SUR LES VARIATIONS SAISONNIÈRES D'ABONDANCE DES LARVES ET DES ADULTES

Dans la baie, la période d'abondance des adultes paraît liée à la fois à l'extension vers la baie de l'aire de distribution de l'espèce (dynamique des eaux, importance de la salinité) pendant la saison humide et au déclenchement pendant cette saison de la reproduction qui semble en rapport avec l'augmentation de la température.

Mais ce schéma ne permet pas d'expliquer les deux périodes d'abondance des adultes observées dans l'estuaire. Pour expliquer ces variations, deux hypothèses peuvent être avancées.

1^{re} hypothèse : Il n'existe qu'une période de reproduction, liée à l'augmentation de la température, et qui se situe donc en saison humide. En saison sèche, la reproduction n'est pas nulle mais très faible. Cette période de reproduction existe dans la baie mais existe peut-être également dans l'estuaire. Quelles sont les répercussions de ce schéma de reproduction sur l'abondance des adultes dans l'estuaire ?

— Pendant la saison humide, du fait de la reproduction il y a production d'une grande quantité d'adultes (si la reproduction n'a pas lieu dans l'estuaire, les post-larves gagneraient cette zone d'une manière active, comme les post-larves de Penaeidae).

— En mai-juin, du fait de l'arrêt presque total de reproduction, il n'y a presque plus d'adultes.

— Pendant la saison sèche la reproduction bien que faible, permet la production d'un petit nombre d'adultes. Comme l'aire de distribution reflue vers la zone intertidale et l'intérieur des estuaires on observe dans ces zones une augmentation de la densité des adultes.

— En octobre-novembre, du fait du début d'extension de l'aire de distribution de l'espèce vers l'extérieur de la baie, le nombre d'adultes redevient très faible.

Ce schéma, cependant, ne permet pas d'expliquer le petit maximum d'adultes qui a été observé à la station 3b en août.

2^e hypothèse: Outre la période de reproduction de saison humide observée dans la baie, et qui existe peut-être aussi dans la zone d'estuaire, il y a dans cette dernière zone une reproduction de saison sèche, de juillet à octobre.

Cette deuxième hypothèse permet de rendre compte de la période d'abondance des adultes en saison sèche dans l'estuaire et du petit maximum observé en août à la station 3b. Cependant, dans ce cas il n'est plus possible d'expliquer le déclenchement de la reproduction par l'augmentation de la température. Il faudrait admettre que la reproduction est continue, entraînant ainsi une abondance permanente d'adultes, sauf en mai-juin et octobre-novembre, c'est-à-dire aux périodes correspondant aux fin et changement de saison, où pour une raison indéterminée la reproduction ou la survie des larves et leur transformation en adultes serait inhibée. L'apparition de larves dans la baie pendant la saison humide serait alors indépendante de l'augmentation de température et serait due uniquement à l'arrivée d'adultes dans cette zone.

8. IMPORTANCE D'ACETES ERYTHRAEUS DANS LA CHAÎNE ALIMENTAIRE

Le contenu stomacal d'un certain nombre d'animaux capturés à la station 3b dans la nuit du 2 au 3 février 1968, alors que les adultes d'*Acetes* étaient abondants, a été étudié. Les résultats résumés dans le tableau II montrent que le rôle de *A. erythraeus* dans la chaîne alimentaire est loin d'être négligeable.

TABLEAU II. — Contenus stomacaux d'animaux pêchés à la station 3b.

Espèces prédatrices		Nombre d'animaux étudiés	Somme des contenus stomacaux												
			<i>Acetes erythraeus</i>	<i>Lucifer</i> sp.	Copépodes	Crustacés indéterminés	Mysidacés	Amphipodes	Ostracodes	Nématodes	Polychète nereidae	Kinorhynques	Foraminifères	Débris de coquille	Débris de posidonie
Penaeidae adultes	<i>Acetes erythraeus</i> (Sergestidae).....	10			14										
	<i>Penaeus indicus</i> *.....	8	14	6		1						10	+	+	+
	<i>Parapenaeopsis acclivirostris</i>	10		13	3	1	1				31	44	+	+	+
	<i>Metapenaeus monoceros</i> **.....	10	6	13	10				70		17	163	+	+	+
	<i>Metapenaeus stebbingi</i>	9	4	15	13		2		19		16	59	+	+	+
	<i>Squilla nepa</i> (Stomatopode).....	2	2								1	2			
jeunes poissons	<i>Polydactylus sextarius</i> (2 à 6 cm)....	5	3		50			1							
	<i>Trichiurus lepturus</i> (20 cm).....	1	4												
	<i>Pomadasy maculatus</i> (3 à 5,7 cm)..<	3	9												
	<i>Ambassis urotaenia</i> (4 à 5,2 cm).....	4	17	1	15	2				1					
	<i>Leiognathus equula</i> (2,5 à 3 cm).....	3		1	13				1		1				
	<i>Pelates quadrilineatus</i> (4,9 cm).....	1	1												
	<i>Therapon theraps</i> (4,8 cm)	1			17			1	3		8		+	+	+

* Chez *P. indicus*, quand il y avait dans un même estomac des grandes proies (*Acetes*-copépodes) et des débris et éléments de la faune interstitielle, les grandes proies constituaient toujours la partie antérieure du bol alimentaire, la plus récemment ingérée.

** Sur les 10 individus examinés, trois étaient en train de muer et eux seuls avaient l'estomac vide. Il en fut de même pour un des huit *Penaeus indicus*.

CONCLUSION

1. Dans la baie les adultes d'*A. erythraeus* présentent un rythme nocturne d'activité. Ils sont enfouis dans le sédiment en début et en fin de nuit alors qu'ils nagent au milieu de la nuit.

2. L'aire de distribution des adultes correspond à la zone intertidale et à l'entrée des estuaires. Pendant la saison humide cette zone s'étend dans la baie, probablement jusque vers l'isobathe 10 m. Pendant la saison sèche au contraire, l'aire de distribution s'étend vers le fond de l'estuaire.

3. Au centre de l'aire de distribution on observe deux périodes d'abondance, l'une de saison sèche, l'autre de saison humide, séparées par des périodes de pauvreté en mai-juin et en octobre-novembre, c'est-à-dire pendant les fins et changements de saison.

4. Dans la baie, à la station 3b, les larves sont trouvées uniquement pendant la saison humide. Les courbes d'abondance des larves, des post-larves et des adultes sont presque confondues. La reproduction semble déclenchée par l'augmentation de la température.

5. Si la période d'abondance des adultes en saison humide dans l'estuaire, s'explique par le fait qu'elle correspond à une période de reproduction, celle de saison sèche est plus difficile à interpréter. Il est possible qu'elle corresponde à une augmentation de la densité des adultes du fait de la rétraction de l'aire de distribution vers la zone intertidale et à l'intérieur de l'estuaire. Il est possible également qu'elle corresponde à une période de reproduction de saison sèche qui n'aurait pu être mise en évidence puisqu'aucun échantillonnage planctonique n'a été fait dans l'estuaire.

6. Les adultes de *A. erythraeus* sont très euryhalins et semblent pouvoir vivre entre les limites de 1,5 et 35 ‰. Quand la salinité tombe au-dessous de 1,5 ‰ à l'étale de basse mer, comme c'est le cas en février, les adultes disparaissent.

7. Dans la baie, l'aire de reproduction est située sur des fonds inférieurs à 10 m. Les larves sont surtout concentrées dans les zones où le fond est vaseux (nécessaire sans doute pour l'enfouissement des adultes) et où la salinité est faible (entre 28 et 30 ‰ en mars).

8. Les adultes de *A. erythraeus* jouent un rôle important dans la chaîne alimentaire.

Manuscrit reçu le 10 juin 1970

BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT (M.), 1965. — Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, III (4) : 5-13.
- BEYER (F.), 1958. — A new bottom living Trachymedusa from the Oslo Fjord. *Nytt Mag. Zool.* 6 : 121-143.
- CAILLOUET (C.) Jr, DUGAS (R. J.) et FONTENOT (B. J. Jr), 1968. — Effects of radius and direction of semicircular tow near the shoreline on catch of postlarval shrimp (*Penaeus spp.*) with the Renfro beam trawl. *Trans. amer. Fish. Soc.* 97 : 127-130.
- CHABANNE (J.) et PLANTE (R.), 1969. — Les populations benthiques (endofaune, crevettes penacides, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* VII (1) : 41-72.
- CROSNIER (A.) et FOURMANOIR (P.), 1962. — La tsivakihiny. *Naturaliste malg.*, 13 : 87-88.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.) et JOUANNIC (C.), 1970. — Sur la bathymétrie et la sédimentologie d'une portion de plateau continental de la côte nord-ouest de Madagascar. *C. R. Semaine Géologique. Comité National malgache de Géologie, sous presse.*

- FREITAS (A. J. DE), 1966. — An analysis of the shrimp catch on the intertidal mudflats of Lingame (matola, Moçambique). *Mem. Inst. Invest. cient. Moçamb.*, 8, Série A : 3-12.
- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. et mar. Biol. Ecol.*, 3 (1) : 18-26.
- FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, VIII (2) : 3-17.
- HOLME (N. A.), 1964. — Methods of sampling the Benthos. *Adv. mar. Biol.* 2 : 171-260.
- HUGUES (D. A.), 1969. — Responses to salinity change as a tidal transport mechanism of pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *Biol. Bull.*, 136 (1) : 43-53.
- JOHNSON (D. S.), 1965. — A review of the Brackish Water Prawns of Malaya. *Bull. nation. Mus. Sin. Singapore*. 33 (2) : 7-11.
- JOYCE (E. A. Jr), 1966. — Acetes Shrimp on the Florida East Coast. *Q. Jl Fla Acad. Sci.* 29 (1).
- LE RESTE (L.), 1970. — Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de *Penaeus indicus* et *Parapenaeopsis acclivirostris*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, VIII (3).
- MENON (M. K.), 1933. — The life-histories of decapod crustacea from Madras. *Bull. Madras. Govt. Mus. new Ser.* 3 (3 et 4) : 1-45, 10 pl.
- PATHANSALI (D.), 1966. — *Aceles* (Sergestidae) from the Malay Peninsula. *Bull. nation. Mus. Sin. Singapore*. 33 (8) : 60-63.
- PETIT (D.) et al, 1969. — Le filet « Lucifer » (filet à plancton horizontal fermant). Description, Manœuvre, Performances. *Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé. Doc. n° 9 multigr.* 16 p.
- RAO (R. M.), 1969. — Studies on the prawn fisheries of the Hooghly estuarine system. *Proc. nation. Inst. Sci. India* 35, B (1) : 1-27.
- SAINT-AMANT (L. S.), BROOM (J. C.) et FORD (T. B.), 1966. — Studies of the brown shrimp, *Penaeus aztecus*, in Barataria Bay, Louisiana. *Proc. Gulf Carib. Fish Inst.*, 18 th Ann. Seso : 1-17.
- TABB (D. C.), DUBROW (D. L.) et JONES (A.), 1962. — Studies on the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, in Everglades National Park, Florida. *Florida State Board Conservation, Techn. Sér.* 37 : 1-30.